

УДК 576.895.122.2 : 594.38

© 1991

**СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ТРЕМАТОД В ПОПУЛЯЦИЯХ МОЛЛЮСКА
PISIDIUM AMNICUM****А. Е. Жохов**

Приведены данные о видовой структуре сообщества трематод в 11 популяциях моллюска *P. amnicum*. У моллюска паразитируют 4 вида трематод. Доминантным видом во всех популяциях является *B. lucioercae*. Структура сообщества трематод у моллюсков из среднего и нижнего течения рек различна. Показаны особенности изменений структуры сообщества трематод в зависимости от возраста хозяина и загрязнения водоема. Анализируются случаи двойных инвазий моллюсков и обсуждаются межвидовые отношения трематод.

Понимание межвидовых взаимоотношений гельминтов у разных животных-хозяев основано на изучении видовой структуры сообществ их паразитов. К настоящему времени установлено (Кеннеди, 1985), что сообщества паразитов рыб не являются стабильными сочетаниями видов, а пополнение ими носит случайный характер и занос в них новых элементов может играть существенную роль; межвидовые отношения в них выражены слабо. Сообщества паразитов птиц по структуре существенно отличаются от таковых у рыб. Хейр и Холмс (Haig, Holmes, 1975) пришли к выводу, что паразитарные сообщества птиц являются зрелыми системами с обилием видов, в которых большую роль играют межвидовые отношения.

Структура сообществ трематод в популяциях моллюсков целенаправленно не исследовалась. Ряд сведений о ней можно найти в работах, в которых была изучена зависимость паразитофауны моллюсков от размерно-возрастного состава популяций последних (Рыбаков, 1987; Сергиевский, 1985; Crews, Esch, 1986; Sousa, 1983).

Однако эти работы не дают ответа на вопрос, насколько стабильна во времени установленная структура и каковая она в различных популяциях. Без ответа на этот вопрос невозможно делать выводы о том, насколько стабильны и насыщены видами эти паразитарные системы и какую роль в их формировании играют межвидовые отношения.

Решить вопрос о стабильности видовой структуры сообществ трематод в популяциях моллюсков можно двумя способами: проводя многолетние наблюдения за одной популяцией или исследуя в течение одного сезона одновременно несколько популяций. В данной работе приводятся сведения о структуре сообществ трематод 11 популяций двусторчатого моллюска *P. amnicum*. Три популяции этого вида наблюдались в течение 5 лет, остальные — в течение 1—3 лет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в популяциях моллюсков в 9 малых реках Ярославской обл., относящихся к бассейну верхней Волги. Отдельно исследовались популяции из нижнего и среднего течения рек (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Характеристика рек — мест сбора моллюсков (по: Рохмистров, 1969)
 Characteristics of the rivers, a place of collection of molluscs (after Rokhmistrov, 1969)

Река	Место сбора моллюсков — течение	Длина реки, км	Расстояние между пунктами сбора, км	Объем выборки моллюсков, экз.
Которосль — приток Волги	Нижнее	132		3249
Пахма — приток р. Которосли	Среднее		30	4037
	Нижнее	55		294
Туношонка — приток Волги	Среднее		8.4	998
	Нижнее	51		1886
Великая — приток Волги	»	24		931
Улейма — приток р. Юхоти	»	83		280
Сутка — приток Рыбинского водохранилища	»	81		56
Ильдь — приток Рыбинского водохранилища	»	46		376
Шумаровка — приток Рыбинского водохранилища	»	21		578
Ручей Суножка — приток р. Шумаровки	»			230

По морфометрии русла и по составу ихтиофауны в малых реках выделяют (Николаев, Куделин, 1985) 5 зон: ручьевая — истоки реки, верхнее, среднее, нижнее течение и зона подпора водохранилища. При выборе станций сбора мы придерживались этой классификации. Не на всех реках можно выделить все указанные 5 зон. Часто участки нижнего и среднего течений бывают поглощены зоной подпора. Это особенно заметно на коротких реках.

Pisidium amnicum — это гермафродитный живородящий моллюск, средняя продолжительность жизни которого 2.0—2.5 года, максимальная — 3 года. Собранных моллюсков разделяли на 6 размерно-возрастных классов с интервалом 1 мм: 5—5.9, 6—6.9 мм и т. д. Число классов зависело от размерного состава конкретной популяции. Возраст моллюсков определяли по годовым кольцам на раковинах. Жизненный цикл моллюска, размерно-возрастная структура популяции, метод определения возраста моллюсков описаны нами отдельно. По нашим данным, раковины длиной 5—5.9 мм имеют моллюски-сеголетки (возраст 0+), 6—8.9 мм — годовики (1+), 9—9.9 — двухлетки (2+) и 10—10.9 мм — трехлетки (3+). В общей сложности было исследовано 12 664 моллюска.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У *P. amnicum* нами обнаружены 7 видов партенит и церкарий трематод: *Bunodera luciopercae* (Müller, 1776), *Phyllodistomum elongatum* Nybelin, 1926, *Palaeorchis* sp., *Crepidostomum* sp., *Allocreadium isoporum* (Looss, 1894), *Ph. pseudofolium* Nybelin, 1926, *Diplostomum* sp. Три последних вида являются для *P. amnicum* случайными, они имеют других специфических хозяев. Первые четыре вида специфичны для *P. amnicum*, встречаются во всех его популяциях, и именно они формируют структуру сообщества его паразитов.

Сообщества партенит трематод в популяциях двустворок рассматривались в возрастном аспекте, так как с возрастом видовое разнообразие и численное соотношение видов трематод у моллюсков меняется. Если у позвоночных животных смена паразитарного сообщества с возрастом происходит у каждой особи, то у моллюсков освобождение особей от инвазии партенитами происхо-

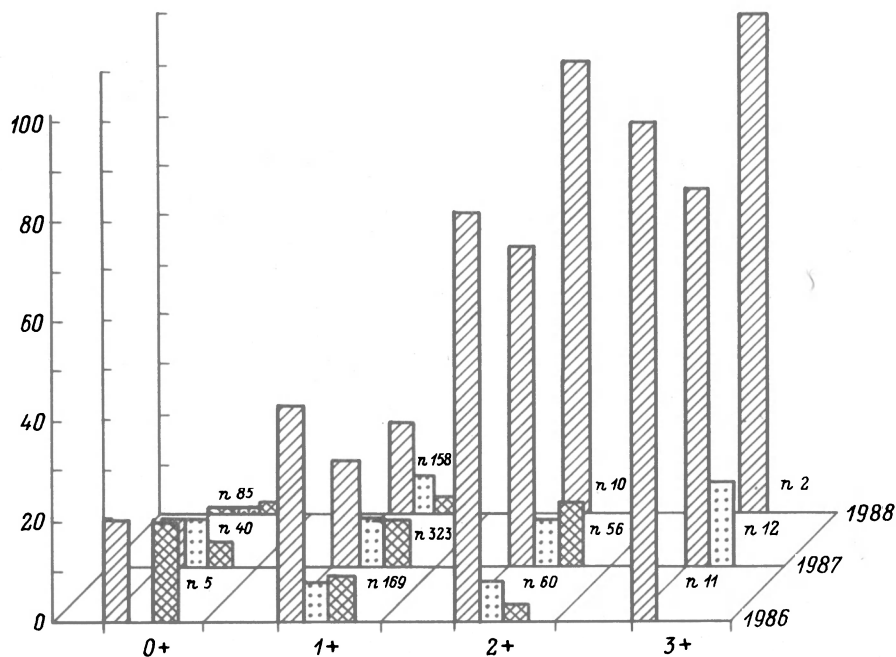


Рис. 1. Возрастная структура сообщества трематод в популяции моллюска *P. amnicum* из нижнего течения р. Великой

По оси абсцисс — возраст моллюсков; по оси ординат — экстенсивность инвазии, в %. 1 — *Bunodera luciopercae*; 2 — *Phyllodistomum elongatum*; 3 — *Palaeorchis* sp.; 4 — *Crepidostomum* sp.

Fig. 1. Age structure of the community of trematodes in the population of *P. amnicum* from the lower part of the Velikaya river.

Т а б л и ц а 2

Возрастная структура сообществ трематод в популяциях моллюска *P. amnicum* в нижнем течении рек (1988 г.)

Age structure of communities of trematodes in the populations of *P. amnicum* in the lower part of the rivers (1988)

Название реки	Возраст моллюсков	Объем выборки, экз.	Вид трематод			
			<i>Bunodera luciopercae</i>	<i>Phyllodistomum elongatum</i>	<i>Palaeorchis</i> sp.	<i>Crepidostomum</i> sp.
Ильдь	0+	193	2+2.1		2+2.1	
	1+	173	9.3+4.5	2.3+2.1	5.2+3.4	2.9+2.5
	2+	10	20±25		20+25	
Шумаровка	0+	195			1.5+1.7	0.5+1
	1+	378	11.6+3.3		2.9+1.7	0.8+0.9
	2+	5	20+35.9		20+35.9	
Суножка	0+	65	6.2+5.9			
	1+	246	43.9±6.3		4.1+2.5	0.4+0.8
	2+	21	57.1±21.5		4.8+9.3	
Сутка	1+	46	47.8+14.7	2.2+4.3	8.7+8.3	
	2+	3	100			
Улейма	0+	31	9.7+5.6	3.2+6.3		
	1+	245	17.1±4.8	1.6+1.6		0.8+1.1
	2+	4	100			

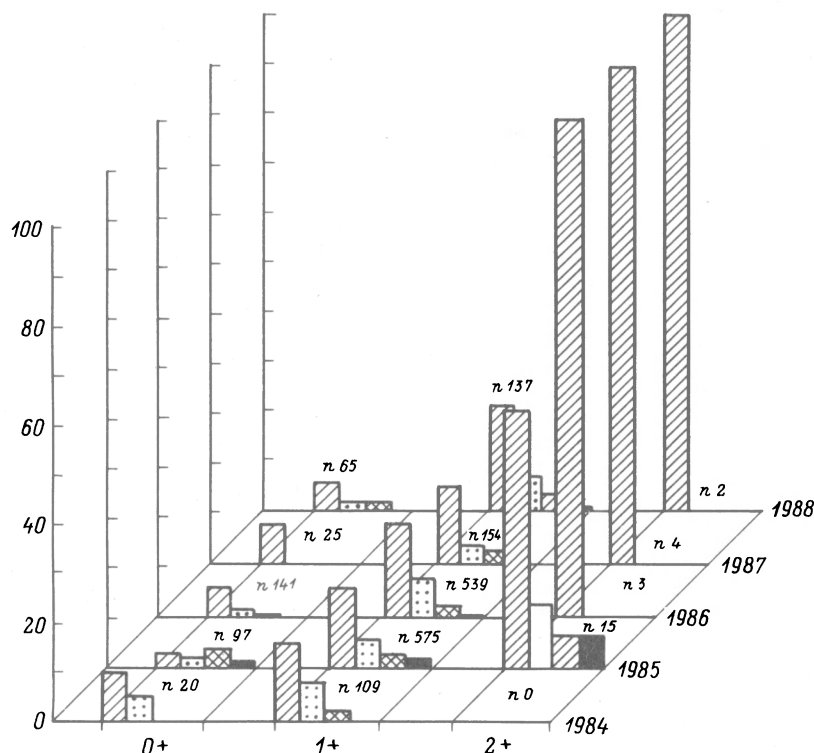


Рис. 2. Возрастная структура сообщества трематод в популяции моллюска *P. amnicum* из нижнего течения р. Туношонки.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 2. Age structure of the community of trematodes in the population of *P. amnicum* from the lower part of the Tunoshonka river.

дит нечасто, большинство их гибнет задолго до развития этих процессов (Goater e. a., 1989), и изменение паразитарного сообщества более заметно прослеживается на уровне популяции.

Наиболее часто *P. amnicum* заражены *B. luciopercae* и *Ph. elongatum*. Эти паразиты встречаются во всех популяциях моллюсков, являясь доминантными или субдоминантными видами. Трематоды *Palaeorchis* sp. и *Crepidostomum* sp. — редкие виды.

В зоне подпора и нижнем течении рек в популяциях *P. amnicum* доминирующим видом у двустворок всех возрастов является *B. luciopercae*. Во всех популяциях доминирование этого вида от сеголетков к трехлеткам постепенно увеличивается. Субдоминантным видом в этих популяциях чаще всего выступает *Ph. elongatum*, несколько реже — *Palaeorchis* sp. (рис. 1—3, б; табл. 2). Всегда редким видом является *Crepidostomum* sp. У моллюсков из р. Велюй за 3 года эта трематода вообще не была обнаружена (рис. 1).

В среднем течении рек (Которосль и Пахма) соотношение видов гельминтов у моллюсков значительно отличается от такового в их нижнем течении. У сеголетков и годовиков доминантом является *Ph. elongatum*, а субдоминантом — *B. luciopercae* (рис. 3, а; 4). Однако у двухлеток и трехлеток доминантом становится *B. luciopercae*, а *Ph. elongatum* — субдоминантом. *Palaeorchis* sp. и *Crepidostomum* sp. в этих популяциях встречаются редко.

Структура сообщества трематод в популяциях из загрязненного участка реки имеет определенные особенности. Устьевой участок р. Которосли, находя-

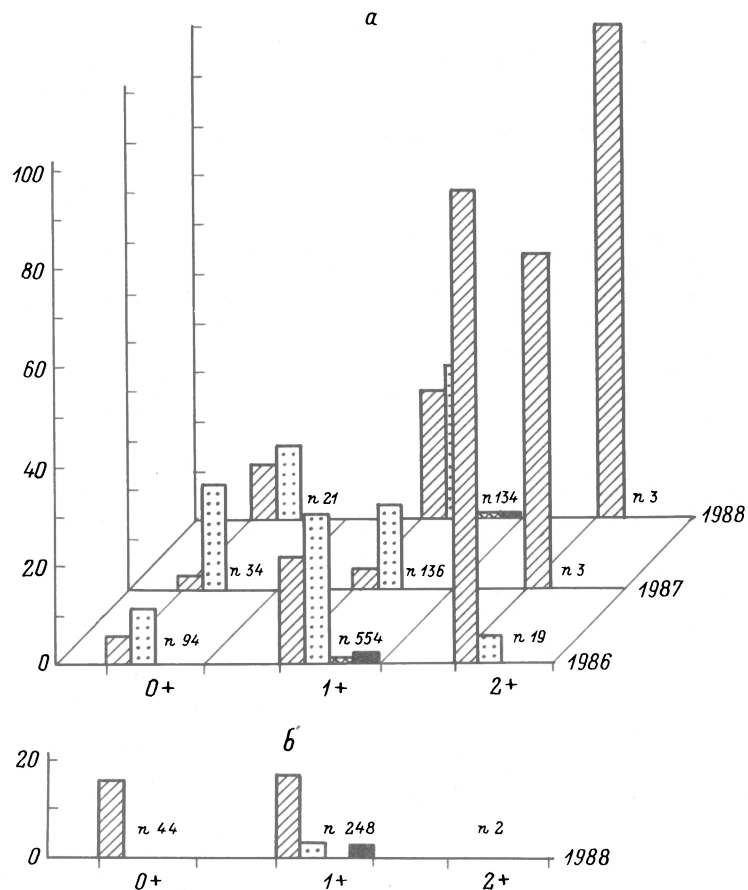


Рис. 3. Возрастная структура сообществ трематод в популяциях моллюска *P. amnicum* из среднего (а) и нижнего (б) течения р. Пахма.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 3. Age structure of the community of trematodes in the population of *P. amnicum* from the middle (a) and lower (b) parts of the Pakhma river.

щийся в пределах г. Ярославля, подвергается интенсивному промышленному и сельскохозяйственному загрязнению. По степени сапробности этот участок реки относится к поли- α -мезосапробной зоне (Жохов, 1987). В отличие от других популяций из зон подпора в этой *B. luciopercae* не является полным доминантом. Здесь у сеголетков отдельные годы доминировал *Ph. elongatum* или встречаемость обоих видов различалась недостоверно ($p > 0.05$) (рис. 5). У годовиков доминантом становится *B. luciopercae*, однако с небольшим преимуществом и не каждый год. Но уже у двухлеток *B. luciopercae* полностью доминирует. Для этой популяции характерна низкая встречаемость *Palaeorchis* sp. и относительно высокая — *Crepidostomum* sp.

Во всех исследованных популяциях, кроме одиночных инвазий, встречались смешанные инвазии моллюсков парthenитами двух видов. Тройные инвазии не обнаружены. Чаще других в современных инвазиях встречаются доминант и субдоминант, а также доминант и один из редких видов, имеющие разную локализацию (*Ph. elongatum* + *Crepidostomum* sp. и *Ph. elongatum* + *Palaeorchis* sp.) (табл. 3). Значительно реже совместно паразитируют доминант и какой-либо из редких видов, имеющие общую локализацию (*B. lucio-*

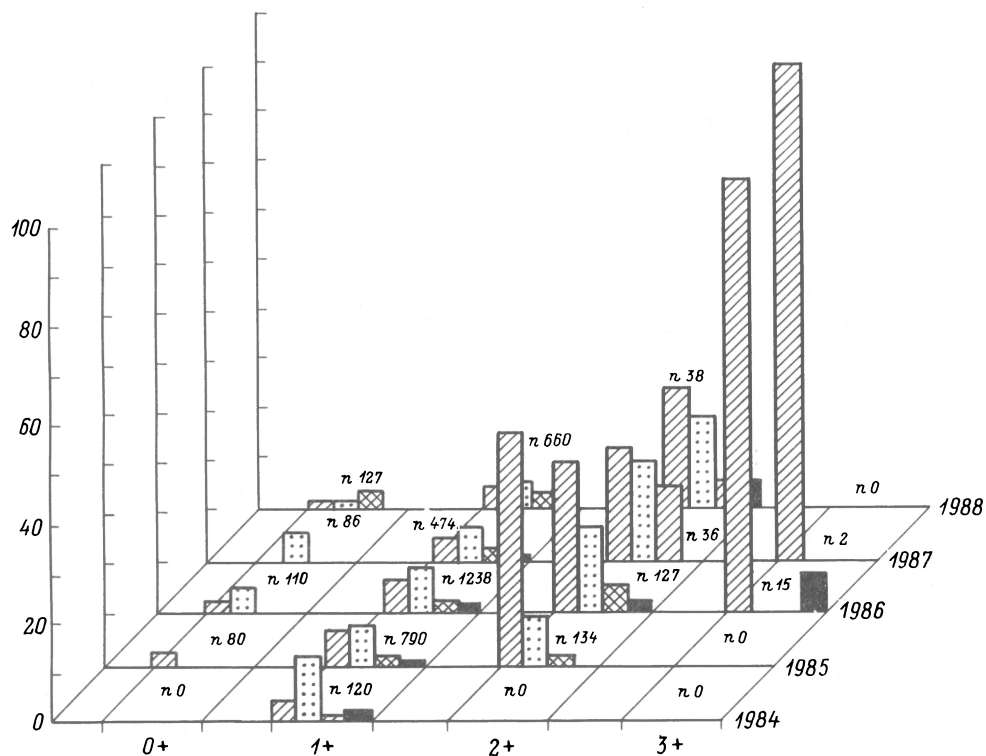


Рис. 4. Возрастная структура сообщества трематод в популяции моллюска *P. amnicum* из среднего течения р. Которосли.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 4. Age structure of the community of trematodes in the population of *P. amnicum* from the middle part of the Kotorosl river.

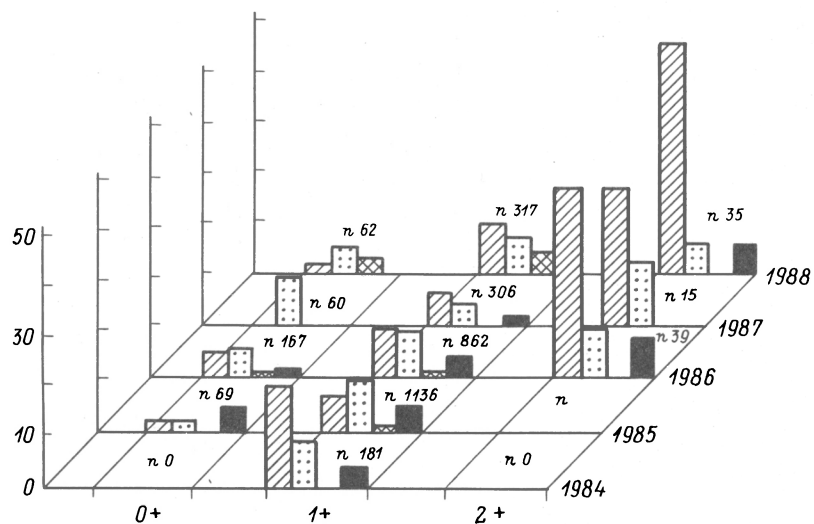


Рис. 5. Возрастная структура сообщества трематод в популяции моллюска *P. amnicum* из загрязненного участка нижнего течения р. Которосли.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 5. Age structure of the community of trematodes in the population of *P. amnicum* from the polluted lower part of the Kotorosl river.

Т а б л и ц а 3

Смешанные инвазии партенитами трематод моллюсков разного возраста
Mixed invasions of molluscs of different age with parthenitae of trematodes

Комбинации видов	Число зараженных моллюсков, экз.	Встречаемость, %	Возраст моллюсков	Всего моллюсков, экз.
<i>B. luciopercae</i> + <i>Ph. elongatum</i>	31	0.3±0.11	0+	1909
<i>Ph. elongatum</i> + <i>Crepidostomum</i> sp.	9	0.09±0.06		
<i>Ph. elongatum</i> + <i>Palaeorchis</i> sp.	4	0.04±0.039	1+	10 299
<i>B. luciopercae</i> + <i>Palaeorchis</i> sp.	2	0.002±0.009		
<i>B. luciopercae</i> + <i>Crepidostomum</i> sp.	1	0.001±0.006		
<i>B. luciopercae</i> + <i>Ph. elongatum</i>	8	1.25±0.9	2+	638
<i>B. luciopercae</i> + <i>Crepidostomum</i> sp.	1	0.16±0.32		
<i>B. luciopercae</i> + <i>Ph. elongatum</i>	1	2.4±4.7	3+	42

percae+*Palaeorchis* sp. и *B. luciopercae*+*Crepidostomum* sp.). Отсутствие двойных инвазий *Palaeorchis* sp. и *Crepidostomum* sp. объясняется, вероятно, их редкой встречаемостью.

ОБСУЖДЕНИЕ

В сообществах трематод во всех исследованных популяциях *P. amnicum* доминирует *B. luciopercae*. Доминирование в сообществе только одного вида характерно для ряда короткоживущих моллюсков, как это было показано на примере *Helisoma anceps* (Crews, Esch, 1986) и *Batillaria cumingii* (Рыбаков, 1987). Причиной преимущественной встречаемости одного вида, по мнению некоторых авторов (Crews, Esch, 1986), является постоянное совместное обитание в одних биотопах окончательного и промежуточного хозяев, что создает благоприятные условия для циркуляции инвазии.

В сообществах трематод у моллюсков из среднего и нижнего течения рек у сеголетков и годовиков доминируют разные виды трематод. Можно предположить, что структура сообщества трематод у промежуточных хозяев непосредственно определяется структурой сообщества трематод у окончательных хозяев. Все обнаруженные виды трематод, инвазирующие *P. amnicum*, заканчивают развитие в рыбах. Для *B. luciopercae* окончательным хозяином служат окуни, ерши, судаки, для *Ph. elongatum* и *Palaeorchis* sp. — карповые рыбы, для *Crepidostomum* sp. — хариусовые и лососевые. По данным Николаева и Куделина (1987), ихтиоценозы среднего и нижнего течения рек Ярославской обл. имеют существенные отличия. В некоторых реках в нижнем течении и зоне подпора доминируют окунь или карповые рыбы (плотва, лещ, елец), тогда как в среднем течении — всегда карповые (плотва, елец). Эти данные позволяют думать, что причина доминирования того или иного вида в сообществе паразитов у моллюсков зависит от численности гермафродитных особей трематод у окончательного хозяина и от численности этого хозяина.

Поскольку установленная структура сообществ трематод характерна для многих популяций *P. amnicum* и сохраняется в течение ряда лет, можно считать ее типичной для рек бассейна верхней Волги. Особняком в этом ряду стоит популяция, обитающая в загрязненном участке нижнего течения р. Которосли. Длительное и интенсивное загрязнение его привело ко многим биоценотическим сдвигам, в результате которых сообщество паразитов у *P. amnicum* находится в неустойчивом состоянии.

Соотношение видов паразитов молодых и старых моллюсков значительно

отличается. Для каждого вида трематод вся популяция моллюсков является фундаментальной нишей, а наблюдаемая встречаемость — это реализованные ниши видов. Смешанные инвазии отражают перекрывание реализованных ниш. Реализованные ниши *B. luciopercae* и *Ph. elongatum* в присутствии друг друга расширяются независимо у сеголетков, годовиков и двухлеток за счет неинвазированной части популяции.

В сообществе паразитов в наибольшей степени взаимодействуют самые массовые виды (*B. luciopercae* и *Ph. elongatum*). Это выражается в смешанных инвазиях. Встречаемость моллюсков, зараженных одним и двумя видами для всех возможных комбинаций видов, достоверно различается ($p < 0.01$) во всех возрастных группах. Это позволяет говорить о том, что результаты заражения *P. amnicum* каждым видом трематод являются событиями, зависящими друг от друга. Последнее подразумевает, что заражение моллюска одним видом трематод препятствует заражению его другим видом, т. е. между видами существует конкуренция. Более того, *B. luciopercae* и *Ph. elongatum* имеют разную локализацию в организме хозяина. Редии первого вида поселяются в пищеварительной железе, спороцисты второго — в жабрах. Несмотря на такое «территориальное» разделение, совместные инвазии между ними редки. В то же время имеются данные (Ройтман, Спирин, 1987), что у брюхоногого моллюска *Bithynia tentaculata* смешанные инвазии партенитами сем. *Monorchidae* и сем. *Microphallidae*, имеющими одинаковую локализацию, встречаются практически с такой же частотой, как и одиночные инвазии монорхидами. Такие результаты свидетельствуют о том, что заражение *B. tentaculata* трематодами обоих семейств являются событиями независимыми.

Число двойных инвазий у двухлетних и трехлетних моллюсков постепенно увеличивается. Это вызвано повышением вероятности повторного заражения другим видом при уменьшении численности старых особей.

Из 6 возможных видов при смешанной инвазии у *P. amnicum* встречались 5 (табл. 2) и только у моллюсков-годовиков. Отсутствие смешанных инвазий у сеголетков, возможно, вызвано тем, что для них смешанная инвазия является очень сильным прессом, приводящим к гибели. Разнообразие пар видов у годовиков показывает, что в этой самой многочисленной возрастной группе хозяина реализованные ниши всех видов трематод перекрываются, хотя и в очень слабой степени. У двухлеток и трехлеток степень перекрывания ниш увеличивается, тогда как число взаимодействующих видов уменьшается до 3 и 2 соответственно. В любой возрастной группе в наибольшей степени перекрываются ниши доминанта и субдоминанта.

Сообщества паразитов в популяциях *P. amnicum* из малых рек верхней Волги являются полностью насыщенными, состоят из 4 основных видов. Включение в них других видов партенит невозможно, поскольку у рыб, обитающих в этих реках, не встречаются, кроме названных, другие виды трематод, использующие *P. amnicum* в качестве промежуточного хозяина. Расширение видового состава сообщества партенит у двустворок было бы возможно при внесении новых видов трематод с новыми хозяевами. Можно ожидать, что в реках бассейнов северных морей в сообщества партенит у *P. amnicum* будут входить другие виды. В ихтиоценозах северных рек, кроме карповых и окуневых, значительную долю составляют лососевые и хариусовые рыбы. Представители двух последних семейств являются хозяевами еще 6 видов трематод (родов *Phyllodistomum* и *Crepidostomum*), которым *P. amnicum* может служить промежуточным хозяином.

Список литературы

Жохов А. Е. Влияние химического загрязнения воды на гельминтологическую ситуацию в водоемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 20 с.

- Кеннеди К. Д. Популяционная биология паразитов: современное состояние и перспективы // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 5. С. 347—355.
- Николаев С. А., Куделин В. М. Ихтиоценозы малых рек Ярославской области // Биоценология рек и озер волжского бассейна. Ярославль, 1987. С. 61—70.
- Ройтман В. А., Спирин С. В. Анализ пространственного распределения парентит и личинок некоторых видов трематод // Морфология, таксономия и экология гельминтов животных и растений. М.: Наука, 1987. С. 114—127.
- Рохмистров В. Л. Некоторые морфометрические характеристики рек Ярославского Поволжья // Уч. зап. Яросл. пед. ин-та. Ярославль, 1969. Вып. 75. С. 78—94.
- Рыбаков А. В. Гельминтофауна *Batillaria cumingii* (Gastropoda: Potaminidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Гельминты и вызываемые ими заболевания. Владивосток, 1987. С. 77—87.
- Сергиевский С. О. Анализ зараженности беломорских популяций полиморфного литорального моллюска *Littorina obtusata* парентитами трематод // Паразитол. сб. Л.: Наука, 1985. Т. 33. С. 99—124.
- Crews A. E., Esch G. W. Seasonal dynamics of *Halipegus occidualis* (Trematoda: Hemiuridae) in *Helisoma anceps* and its impact on fecundity of the snail host // J. Parasitol. 1986. Т. 72, N 5. P. 646—651.
- Goater T. M., Shostak A. W., Williams J. A., Esch G. W. A mark-recapture study of trematode parasitism in overwintered *Helisoma anceps* (Pulmonata), with special reference to *Halipegus occidualis* (Hemiuridae) // J. Parasitol. 1989. Т. 75, N 4. P. 553—560.
- Hair J. D., Holms J. C. The usefulness of diversity, niche width and niche overlap in the analysis of helminth communities in waterfowl // Acta parasitologica Polonica. 1975. Vol. 23. P. 253—269.
- Sousa W. D. Host life history and the effect of parasitic castration on growth: a field study of *Ceritidea californica* Haldeman (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 73. P. 273—296.

ИБВВ имени И. Д. Папанина АН СССР,
Борок

Поступила 9.08.1989,
после доработки 11.02.1991

THE STRUCTURE OF COMMUNITIES OF TREMATODES IN POPULATIONS OF THE MOLLUSC *PISIDIUM AMNICUM*

A. E. Zhokhov

Key words: parthenitae of trematodes, structure of communities, dominant species, double invasion

SUMMARY

Data are given on the specific structure of the parthenitae community of trematodes in 11 populations of the mollusk *Pisidium amnicum*. The mollusk is parasitized by 4 species of Trematodes. The dominant species in all the populations is *B. luciopercae*. The community structure of trematodes in molluscs from the middle and lower parts of the rivers is different. Changes in the structure of the community of trematodes depending on the host's age and the pollution of the water body are shown. Double invasions of molluscs are analyzed and interspecific relationships between trematodes are discussed.